

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES POISSONS CHARACOIDES
(OSTARIOPHYSI)

ROEBOEXODON GEN. N. DE GUYANE,
REDESCRIPTION DE R. GUYANENSIS (PUYO, 1948)
ET RELATIONS PROBABLES AVEC LES FORMES VOISINES
(suite ¹)

Par J. GERY.

III. Essai sur la phylogénie des Characinae exodontes.

J'ai pris pour point de départ la morphologie de l'exosquelette circum-orbitaire et la structure des écailles chez *Brycon* [*B. falcatus* MULL. et TROSCH.]; *Astyanax* [*A. bimaculatus* (L.)]; *Chalceus macrolepidotus* CUV.; *Holobrycon pesu* (M. et T.); *Charax* [*Ch. gibbosus* (M. et T.)]; *Cyrtocharax* [*C. Cf. amazonum* (GUNT.)]; *Acestrorhynchus* [*A. microlepis* (SCHOMBURGK)]; ainsi, bien entendu, que chez *Roeboides* [(*R. affinis* (GUNT.))]; *Exodon paradoxus* M. et T. et *Roeboexodon guyanensis* (PUYO).

Bien que ces structures aient fait l'objet, chez les Characoïdes, de monographies assez importantes (GREGORY et ALLEN, *loc. cit.*, pour le crâne; COCKERELL, *Ann. Carnegie Museum*, 9, 1913-1915, pour les écailles), il ne faut pas se dissimuler qu'elles sont d'interprétation des plus aléatoires et des plus subjectives, surtout quand la description ne s'appuie pas sur une technique sûre. C'est ainsi que, si l'observation de la structure d'une écaille ne pose guère de problèmes, la dissection de la série circum-orbitaire demande à être faite à l'aiguille sous le microscope, pour ne pas détruire un ossclet dermique souvent rudimentaire (dont l'absence fournirait précisément un argument en faveur de telle ou telle affinité, cf. les figures de *Brycon* et *Alestes* in GREGORY et ALLEN, *loc. cit.*).

Enfin, DEVILLERS (Traité de zoologie, Masson, Paris 1958, tome XIII, fasc. 1) a très justement souligné les difficultés d'interprétation des os du crâne des Téléostéens, difficultés à la fois d'ordre sémantique (pas de terminologie normalisée entre les anatomistes de langue différente) et technique.

1. Voir *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1959.

A. CRÂNE. — Me limitant à la région circum-orbitaire¹, j'appellerai arbitrairement jugal, SO 3, SO 4 et SO 5 les os proprement sous-et rétro-orbitaires, et dermo-sphénotique le dernier de la série. L'orbite est couverte par le supra-orbitaire et limitée en avant par le préfrontal + paréthmoïde (os fixes par rapport à SO + dermosphénotique). Ce dernier complexe limite lui-même une fosse plus antérieure qui, comme l'orbite, est bordée d'os dont l'interprétation est douteuse : en avant l'apophyse montante du maxillaire, en bas le maxillaire et le jugal, en arrière le paréthmoïde, en haut le frontal et, de façon non constante, le nasal ; enjambant cette fosse et la divisant en une région antérieure (= nasale) et postérieure (= lacrymale ?) existe, dans tous les genres examinés, un os qui est manifestement dérivé de la série orbitaire et que GREGORY et CONRAD appellent lacrymal (= SO 1), terme qui sera employé ici faute d'une meilleure interprétation (ce qui amène à admettre que, dans le groupe en cause tout au moins, le jugal est double).

Il est malaisé de déterminer parmi ces structures, les caractères primitifs, les caractères évolutifs et les caractères spécialisés, sinon par comparaison avec des séries évolutives plus démonstratives et — croit-on — mieux connues comme les *Tetragonopterinae* — *Mylinae* par exemple.

Si l'on admet (comme je le crois personnellement, au moins provisoirement) que *Cheirodon* n'est nullement primitif mais au contraire excessivement évolutif, force est de placer au centre de la famille un ancêtre du groupe qui fait l'objet de la présente interprétation (d'où l'intérêt de la confrontation des genres étudiés) : c'est-à-dire à mon avis l'ancêtre de *Brycon*, présentant *grosso modo* les caractéristiques actuelles : série circum-orbitaire complète et « équilibrée », aucun os n'ayant pris le dessus sur l'autre ou l'ayant repoussé vers l'avant ou l'arrière (où s'étant « soudé » à son voisin, ce qui est toujours difficile à affirmer).

De cette structure centrale paraissent rayonner 2 séries assez démonstratives :

L'une partant de *Brycon* et aboutissant à *Roebioxodon* en passant par *Holobrycon* et *Exodon* ;

l'autre partant également de *Brycon* et se dirigeant (par un intermédiaire inconnu) vers *Charax* qui lui-même donne d'une part *Roeboides* (impasse évolutive) et d'autre part la très belle série *Cyrocharax-Acestrorhynchus* et genres voisins.

Quelque part entre *Brycon* et *Holobrycon* aurait pris naissance une branche qui devait aboutir à la floraison de genres que l'on

1. Les canaux sensoriels les plus centraux sont figurés, ils ne changent pas sensiblement au cours des séries.

connaît chez les *Cheirodontinae-Tetragonopterinae*, et une autre branche qui semble aboutir aux *Alestinae* par l'intermédiaire de *Chalceus*, cependant que la branche *Exodon* se spécialisait et aboutissait, comme *Roeboides*, à une impasse.

Certes, les affinités morphologiques entre *Charax* et *Exodon* d'une part, et les *Tetragonopterinae*, d'autre part, semblent évidentes ; mais à mon sens — et contrairement à l'opinion de GREGORY et CONRAD — ni les uns ni les autres ne sont « primitifs » : les premiers (très spécialisés), et les seconds (très évolutifs) semblent deux lignées parallèles au devenir très différent et provenant toutes deux d'un type véritablement primitif que je place, provisoirement, du côté de *Brycon* (la denture me paraissant une adaptation secondaire, donc d'intérêt moindre dans la phylogénie de ce groupe et ayant une importance surtout systématique).

1. — Lignée *Brycon-Roeboexodon*.

Brycon : série symétrique, *dermosphénotique* postéro-supérieur, *lacrymal* peu développé, oblique, *maxillaire* long, denté, recouvert par le *jugal 1* (fig. 5 a).

Chalceus : le *jugal*, en avant, prend de l'importance, ainsi que, au-dessus, le *supra-orbitaire*, qui repousse le *dermosphénotique* en arrière ; *lacrymal* plus développé, presque horizontal, en 2 parties (cas unique qui l'exclue du groupe) ; *maxillaire* comme *Brycon* (fig. 5 b).

Astyanax : série circumorbitaire sans changements ; complexe *lacrymal-jugal-maxillaire* presque vertical ; le *jugal 1* recouvre nettement le *maxillaire* qui s'atrophie : lignée parallèle menant aux *Tetragonopterinae-Cheirodontinae* ? (fig. 5 c).

Holobrycon : nous voyons se dessiner l'évolution vers *Exodon* par l'élargissement du *jugal 1* et du *lacrymal* ; *maxillaire* comme *Brycon* (fig. 5 d).

Exodon : le *maxillaire* se développe et s'inclue en partie sous le *jugal 1* ; *lacrymal* long et large, presque horizontal (fig. 5 e).

Roeboexodon : *maxillaire* au maximum de l'épaississement, inclus sous le *jugal 1* très développé, ainsi que le *lacrymal*, horizontal, et le *nasal* (fig. 3 et 5 f).

2. — Lignée *Brycon-Acestrorynchus*.

Charax : présente des caractères voisins de *Brycon* et en est manifestement dérivé ; mais certaines structures (*jugal 1*, *SO 5*) sont en régression, le *dermosphénotique* est probablement soudé au *supra-orbitaire*, le *maxillaire* (non denté) est très développé ; certainement pas un type primitif (fig. 6 a).

Roeboides : Évolution convergente à celle de *Exodon*, mais souche différente, car la comparaison des exosquelettes (et même de l'habitus) montre une parenté indéniable avec *Charax* : même forme des

lacrymal, jugal 1 et maxillaire, absence du dermosphénotique, atrophie du nasal comme chez *Charax*, etc... (fig. 6 b).

Cyrtcharax : malgré la réapparition du dermosphénotique, la parenté avec *Charax* est évidente (fig. 6 c).

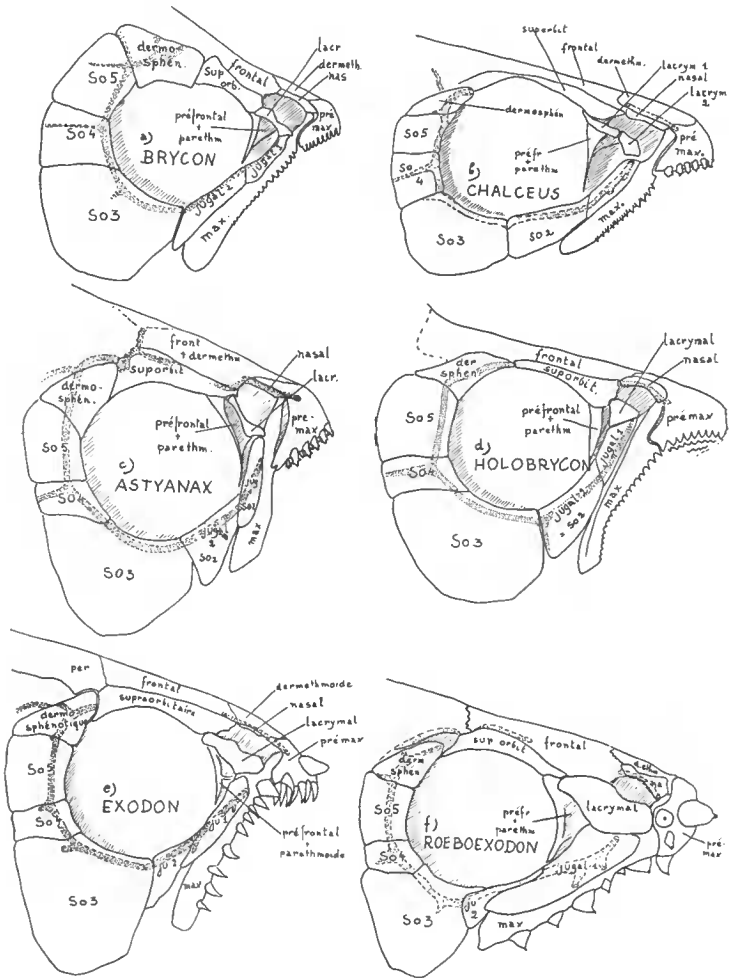


FIG. 5. — Évolution de la série circum-orbitaire chez :
 a) *Brycon* ; b) *Chalceus* ; c) *Astyanax* ; d) *Holobrycon* ; e) *Exodon* ; f) *Roebioxodon*.

Acestrorhynchus : c'est un *Cyrtcharax* exagéré ; l'apophyse du maxillaire s'est allongée vers l'avant et concourt à l'exagération du museau ; le jugal est ici triple ; comme à la fin de chacune des lignées étudiées,

sa première partie recouvre fortement le *maxillaire* ; à noter la disparition de la partie postérieure du *supra-orbitaire*, l'orbite étant surplombée par le *frontal* lui-même : la participation du *frontal* au pla-

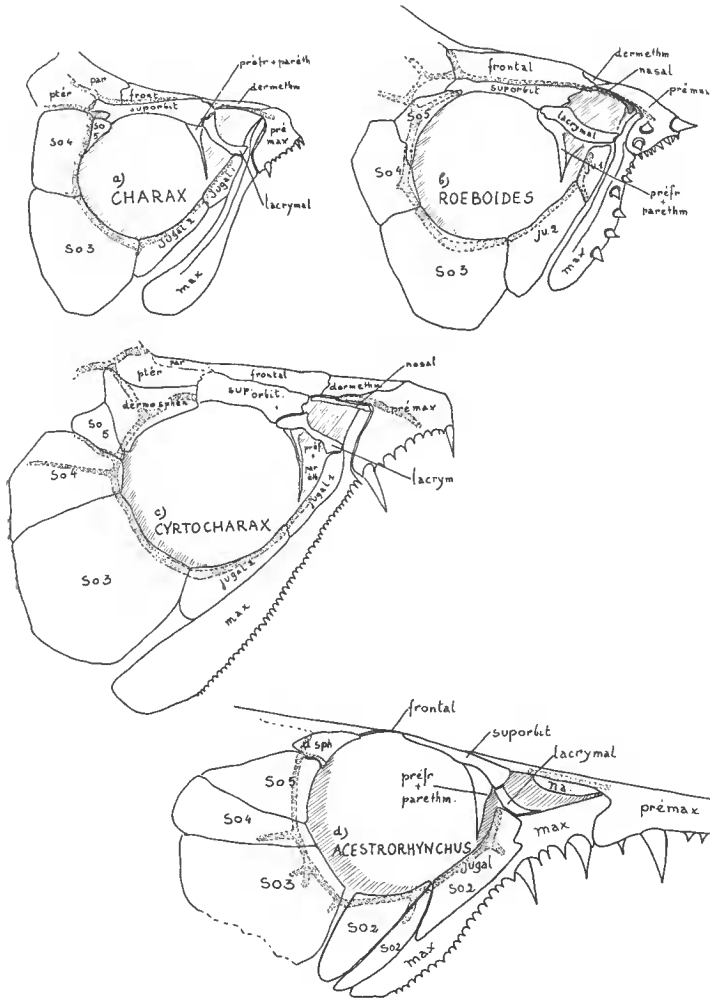


FIG. 6. — Évolution de la série circum-orbitaire chez :
a) *Charax* ; b) *Roeboides* ; c) *Cyrtcharax* ; d) *Acestrorhynchus*.

fond de l'orbite semble un caractère adaptatif *secondaire* et non pas primitif comme le pensent GREGORY et CONRAD (elle semble se retrouver chez les petits Alestides et non chez les grandes espèces).

B. ÉCAILLES. — En ce qui concerne la structure des écailles (écailles prélevés toujours au même endroit, sur le flanc G. au-dessous de la L1.) les lignées sont moins démonstratives. Tout au plus voit-on se dessiner des affinités évidentes : entre *Brycon* et *Holobrycon*, entre *Chalceus* et *Alestes*, *Exodon* et *Roeboexodon*, *Charax* et *Roeboides*, *Cyrtocharax* et *Acestrorhynchus*.

1. — *Brycon* et *Holobrycon* : Très grandes écailles plus hautes que longues (haut. max. chez *Brycon*, 1,5 cm), circuli innombrables, très serrés en zone basale, à direction postérieure en zone apicale, radii apicaux à direction également postérieure, légèrement divergents en éventail peu ouvert.

Chez *Holobrycon*, le nucléus est plus ou moins central ou basal, peu réticulé (alors que chez *Brycon* il est apical et fortement réticulé) ; présence dans ce dernier genre d'écailles secondaires de 1 mm de long, de type primitif (quelques circuli concentriques), ce qui semble indiquer que *Brycon* est bien une forme ancienne.

Exodon et *Roeboexodon* : Écaille plus petite, rappelant le type *Brycon* mais très simplifiée. Les circuli sont à présent divergents (toujours serrés à la base mais se perdant en éventail dans les bords dorsal et ventral, disposition typique de toutes les petites espèces de *Cheirodoninae* et *Tetragonopterinae*). Les radii, bien que simplifiés, sont du type *Brycon* (fig. 4).

Charax et *Roeboides* : Très petites écailles très simplifiées, même disposition des circuli qui sont en très petit nombre. Il n'y a plus de nucleus ni de radii nettement structurés.

Cyrtocharax et *Acestrorhynchus* : Écaille très petite et simplifiée à l'extrême, comme les écailles secondaires de *Brycon*. Mais nous voyons apparaître chez *Cyrtocharax* des rangées d'épines sur le bord et la face apicale (éc. cténocycloïde) qui résultent à mon sens d'une adaptation secondaire, le caractère cténoïde n'ayant pas de valeur phylogénétique chez les Characoïdes.

2. — J'ai laissé pour la fin une évolution particulière du rameau *Brycon*, à savoir *Triportheus* qui en est manifestement dérivé si l'on en juge par la forme de l'écaille (et probablement la lignée *Gasteropelecus*, *Carnegiella*, etc... dont les dents sont semblables à celles des *Tetragonopterinae*) ; et surtout le cas de *Chalceus* et *Alestes* (grandes espèces) dont les écailles sont non seulement très proches les unes des autres (au point qu'on pourrait les confondre) mais aussi des *Erythrinidae*, tout en ayant quelques caractères semblant les rattacher à *Brycon* : grande écaille à peine plus haute (2 cm) que longue, au bord postérieur bilobé, aux radii divergents à partir du nucleus central, aux circuli très nombreux

et visibles en zone apicale où ils sont parallèles entre eux à direction postérieure.

Tout semble donc (toutes réserves faites plus haut) suggérer que le centre évolutif des Characoïdes se situe autour d'une structure dont est dérivé *Brycon*.

Très tôt dans l'évolution s'est détaché un rameau qui devait donner une lignée américaine pauvre (*Chalceus*) et deux lignées américaine et africaine très riches (*Erythrinidae* et *Alestinae*) dont les différences morphologiques sont à l'heure actuelle très notables (au point que beaucoup d'auteurs les croient polyphylétiques).

L'ancêtre « bryconoïde », continuant son évolution, a détaché un rameau très divergent aux possibilités multiples (*Cheirodontinae* d'une part, *Tetragonopterinae* d'autre part) cependant qu'il poursuivait, par *Holobrycon* (dont devait se détacher *Triportheus*) et, (avec un intermédiaire inconnu) par *Charax*, les deux lignées de *Characinae* s. str. prises comme base de l'hypothèse :

Holobrycon-(— ? —)-*Exodon-Roeboexodon*.

— (— ? —)-*Charax*· }
 } *Roeboïdes*.
 } *Cyrtocharax-Acestrorynchus*.

*Institut Français d'Amérique Tropicale à Cayenne (O.R.S.T.O.M.) et
Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum.*